Tylototriton ANDERSON, 1871

Observation du genre en Thaïlande et éléments de réflexion sur la diversité des sous-genres *Tylototriton* et *Yaotriton*.

Par Axel HERNANDEZ
Photographies de l'auteur sauf mention



Tylototriton panhai « Type II ». Forme du Laos découverte par l'auteur en 2014.

Résumé/Abstract

Cet article présente les éléments clés de l'histoire naturelle et de la reproduction des trois espèces de salamandres recensées en Thaïlande et discute de la complexité taxinomique du groupe *verrucosus* et de la diversité au sein des sous-genres *Tylototriton* et *Yaotriton* en Asie du sud. Nous proposons une nouvelle classification par supraspecies des différentes formes constituant le genre *Tylototriton* ANDERSON, 1871 afin de mieux appréhender les grandes populations divergentes au sein de ce groupe. Cela a des implications directes en terme de conservation pour ces Urodèles vulnérables dans le milieu naturel.

This article presents the main key features of the natural history and the breeding of the three species of Urodela inhabiting Thailand. It also details the taxinomic radiation within the *verrucosus* group and the diversity within the sub-genera *Tylototriton* and *Yaotriton* in South Asia. We propose a new classification based on the supraspecies concept, to assess the forms within the genus *Tylototriton* ANDERSON, 1871 to have a better understanding of the divergent populations in this complex genus. It has direct implications for conservation of those vulnerable salamanders in their natural habitat.

Mots-clés : *Tylototriton panhai*, *T. uyenoi*, *T. anguliceps*, *Yaotriton*, complexe d'espèces, systématique, supraspecies, conservation, Thaïlande, Asie du sud.

Keywords : *Tylototriton panhai*, *T. uyenoi*, *T. anguliceps*, *Yaotriton*, species complex, systematics, supraspecies, conservation, Thailand, South Asia.



Détail de la tête d'un mâle *T. uyenoi*. Photo : Thana SIRISUMPUN.

Introduction

La Thaïlande recèle une très riche biodiversité : plus de 1000 espèces d'oiseaux résidentes et migratrices, 302 espèces de mammifères indigènes et une herpétofaune rassemblant 313 taxa de reptiles et 137 taxa d'amphibiens.
Trois espèces d'Urodèles ont été décrites récemment : *Tylototriton uyenoi* au nord-ouest, *Tylototriton panhai* au nord-est (NISHIKAWA *et al*., 2013b) et *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga » (LE *et al*., 2015). Dans l'inconscient collectif de l'ancien Royaume de Siam, les Urodèles ont longtemps été associés au mal et ces derniers ont été la cible des villageois des communautés Kachins, Karens, Hmongs et Isaan qui les associaient à de mauvais présages, à des incarnations de démons ou à la sorcellerie. Dans les montagnes du nord indochinois, les salamandres du genre *Tylototriton* sont actives sur de courtes périodes, les nuits pluvieuses durant la mousson. Dans les temps anciens des Royaumes de Sukhothaï, Lannathai puis d'Ayutthaya en Thaïlande, les villageois voyaient dans ces migrations d'Urodèles la preuve d'actes démoniaques lancés par un esprit malicieux et le retour d'âmes réincarnées. En Birmanie, la crainte de ces animaux est similaire durant plusieurs siècles, principalement autour de la ville de Taunggyi dans l'État de Shan, où les habitants massacraient ces amphibiens inoffensifs (*Tylototriton shanorum*) par peur de mourir ou d'être ensorcelés. Néanmoins, les salamandres étaient prisées de temps à autre pour guérir les fortes fièvres. Dans les provinces de Loei et de Phetchabun, situées dans le nord-est de la Thaïlande, les Hmongs (« populations des montagnes du nord ») et les Isaan font parfois sécher ces animaux pour les broyer avec des plantes dans le cadre de la médecine traditionnelle locale. Malheureusement, ces pratiques ancestrales semblent perdurer dans certaines régions et les populations actuelles sont réduites et relativement fragmentées. Finalement, ces superstitions héritées du passé en Asie sont fort semblables à celles de nos cultures européennes. Par exemple, la France médiévale a longtemps associé la salamandre tachetée *Salamandra salamandra terrestris* à un animal diabolique et malfaisant qui inspira longtemps la terreur et était réputée provoquer la mort d'un simple regard ou de son puissant venin. D'après les croyances, la seule façon de s'en débarrasser était le lait, un fer rouge ou un crapaud, son ennemi naturel supposé. Ces histoires locales sur la place de la salamandre dans la société thaïlandaise mettent en exergue l'une des premières informations importantes : c'est lors des premières pluies de mai à juin qui annoncent l'arrivée de la mousson que ces Urodèles sortent en masse jusqu'aux points d'eau pour se reproduire.
De nombreuses observations dans les différentes provinces de Thaïlande abritant le genre *Tylototriton*, une large collaboration avec les membres de l'Université de Chulalongkorn et une étude bibliographique approfondie nous ont permis de faire le point sur l'état actuel de nos connaissances concernant ces salamandres finalement très peu connues. Lors de nos prospections, il nous est apparu évident que ces espèces sont menacées par la destruction et la pollution de leur habitat, comme l'atteste notre observation datée du 25 août 2014 dans les massifs de Phu Hin Rong Kla (province de Phitsanulok) où des rejets de carburants ont été notés dans une des seules mares abritant *T. panhai*. Ce constat alarmant nous fait prendre conscience que des projets de conservation *ex situ* et *in situ* concernant ces espèces menacées doivent être mis en place rapidement, ainsi qu'une protection plus rigoureuse des milieux qui les abritent dans les parcs nationaux thaïlandais et plus généralement en Indochine.



Femelle adulte *T. uyenoi* de 17 cm.



Histoire évolutive, systématique et biogéographie

L'histoire géologique complexe du nord de l'Indochine comprend de nombreux changements topographiques issus de la collision du sous-continent indien et explique la spéciation au sein du genre *Tylototriton* durant le Pléistocène (YU *et al*., 2013). L'ensemble des pays formant la péninsule indochinoise recèle de nombreux clades d'Urodèles encore méconnus et de nombreuses formes restent à être identifiées et étudiées (obs. pers.). En particulier, les populations des pays adjacents au Royaume de Thaïlande correspondent probablement à différents taxa : *T. asperrimus* sp. « Lao Cai » et deux nouvelles populations qui viennent d'être découvertes en Birmanie. La population de *T. verrucosus* de Taunggyi (État de Shan, Birmanie) est aujourd'hui une espèce valide, *T. shanorum* (NISHIKAWA *et al*., 2014). Une problématique majeure soulevée par les travaux récents concerne la taxinomie actuelle du « vrai » *Tylototriton verrucosus*. Effectivement, les types de *T. verrucosus* d'ANDERSON (1871) correspondent aux populations de l'ouest du Yunnan en Chine dont la localité type est Nantin, vallée de Momien et vallée d'Hotha à 1532 mètres d'altitude. Il s'avère en réalité que cinq localités ont été référencées par ANDERSON lors de son voyage au Yunnan pour *verrucosus* et deux d'entre elles abritent *T. shanjing* topotypique (obs. pers.). Ainsi, la description de *T. verrucosus* topotypique décrit par ANDERSON en 1871 devrait être révisée avec *T. shanjing.* Certains auteurs discutent d'une mise en synonymie possible. La Chine abriterait donc à ce jour quatre grandes lignées génétiquement distinctes de *T. shanjing*, dans le Yunnan-ouest (vallées de Momien et Hottha), dans la zone Liuku-Luxi et tout le long de la frontière birmane jusqu'au Xishuangbanna (YU *et al*., 2013). Ces formes n'ont commencé à diverger que très récemment au sein de quatre niches écologiques distinctes en Chine, il y a environ 800 000 ans, conséquence de la collision du sous-continent indien avec le plateau chinois central (Yunnan, Guizhou) et avec le plateau nord indochinois (Birmanie, Thaïlande, Laos, Vietnam) et conséquence des glaciations du Pléistocène. Ces quatre grandes populations génétiquement divergentes comprennent *T. verrucosus* et *T. shanjing* au sein d'un même clade, *T. pulcherrimus* et deux populations non nommées pour le moment. De plus, les populations de l'Himalaya anciennement incluses dans le taxon *T. verrucosus* appartiennent aujourd'hui à *T. himalayanus* (KHATIWADA *et al*., 2015) et à d'autres formes cryptiques non décrites à ce jour (Manipur, Meghalaya, Bhoutan est, Miao).

Le genre *Tylototriton* est largement distribué en Asie. En Thaïlande, les animaux anciennement considérés comme des populations relictes de *Tylototriton verrucosus*, sont aujourd'hui deux espèces à part entière, *T. uyenoi* et *T. panhai* (NISHIKAWA *et al*., 2013b). *T. anguliceps* est présent au nord du Vietnam (provinces de Dien Bien et Son La) et en Thaïlande non loin de la localité type de *T. uyenoi* selon LE *et al*., 2015. Cependant, l'absence d'études génétiques et morphométriques sur plusieurs individus appartenant à la

T. panhai « Type II ». Juvénile âgé d'un an et demi environ.





T. cf. *anguliceps “*Doi Lahnga”. Photo : Porrawee POMCHOTE.

forme thaïlandaise et une identification basée sur une seule photo ne tendent pas à prouver de manière certaine que ce type est à rapprocher de *T. anguliceps* topotypique *stricto sensu* (obs. pers.), d'où l'appellation retenue ici : *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga ».
T. uyenoi est proche de *T. shanjing* dont il diffère par la taille et la coloration nettement plus foncée. Il appartient au sous-genre *Tylototriton* (ANDERSON, 1871) duquel il se rapproche mais forme un clade séparé (NISHIKAWA *et al*., 2013b) tandis que *T. panhai* fait partie du sous-genre *Yaotriton* (DUBOIS & RAFFAËLLI, 2009 ; FEI *et al*., 2012). *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga » appartient au sous-genre *Tylototriton* et se distingue morphologiquement du groupe *verrucosus* et de *T. uyenoi* par la forme angulaire caractéristique de son crâne (LE *et al*. , 2015).
Le sous-genre *Yaotriton* comporte onze espèces et sans doute plusieurs autres taxa non encore décrits correspondant à l'ancien groupe *asperrimus* de FEI (1999) (FEI *et al*., 2005, 2006, 2012). L'identification des différentes formes et la biogéographie de ce sous-genre restent complexes du fait d'une morphologie très conservatrice en son sein. Les œufs sont déposés généralement à terre près de l'eau. *T. panhai* est l'espèce la plus différenciée du sous-genre *Yaotriton* tant au niveau morphologique que génétique. Cette forme se distingue des autres espèces par des arêtes céphaliques largement prononcées et une coloration jaune vif des nodules dorsaux et des glandes parotoïdes. Sur le plan phylogénétique, *T. panhai* est proche de *T. vietnamensis* avec lequel il forme un clade séparé du groupe *asperrimus* selon nos travaux moléculaires (HERNANDEZ, POYARKOV & PAUWELS, données non publiées, 2015). Les arêtes céphaliques entourant la tête de *T. panhai* et la phylogénie confirment sa place au sein de ce sous-genre. Par ailleurs, comme les autres espèces du sous-genre *Yaotriton*, les glandes parotoïdes et l'arête vertébrale sont très prononcées (voir l'holotype de *T. panhai*, Phu Ruea). Il existe ainsi plusieurs clades dans le sous-genre *Yaotriton* comme le confirme RAFFAËLLI (YUAN *et al*., 2011 ; SHEN *et al*., 2012 ; NISHIKAWA *et al*., 2013a ; RAFFAËLLI, 2013).
Nous proposons une nouvelle classification en introduisant la notion de supraspecies définie par DUBOIS & RAFFAELLI (2009), qui permet de regrouper des groupes d'espèces ou de sous-espèces constituant un même clade. Ce classement permet d'appréhender l'évolution des espèces au sein d'un même groupe et de comprendre les

Vue générale de la province de Loei abritant de nombreuses forêts favorables au genre *Tylototriton*.

grandes tendances biogéographiques des populations en Asie. Selon les résultats de notre phylogénie (HERNANDEZ, POYARKOV & PAUWELS, données non publiées, 2015) et ceux obtenus ces dernières années par divers auteurs (YUAN *et al*., 2011 ; SHEN *et al*., 2012 ; NISHIKAWA *et al*., 2013a, 2013b ; LE *et al*., 2015), nous proposons cette classification supraspécifique du genre *Tylototriton* (les trois espèces présentes en Thaïlande sont soulignées) :

- Sous-genre *Tylototriton* ANDERSON, 1871.
1/ Supraspecies *verrucosus* : *T. verrucosus* topotypique (Longshuan), *T. podichthys*, *T.* cf. *verrucosus* “Manipur”, *T. shanjing*, *T.* cf. *shanjing* “Jinsha”, *T.* cf. *shanjing* “Fununa”, *T. pulcherrimus*, *T. shanorum*, *T. himalayanus*, *T. uyenoi*, *T. anguliceps*, *T.* cf. *anguliceps* “Doi Lahnga”, *T. yangi*, *T.* cf. *verrucosus* “Miao”.
2/ Supraspecies *kweichowensis* : *T. kweichowensis*.

- Sous-genre *Yaotriton* DUBOIS & RAFFAËLLI, 2009.
1/ Supraspecies *asperrimus* : *T. asperrimus*, *T. hainanensis*, *T. notialis*, *T. ziegleri*.
2/ Supraspecies *wenxianensis* : *T. wenxianensis*, *T. dabienicus*, *T. broadoridgus*, *T. liuyangensis*, *T. lizhenchangi*.
3/ Supraspecies *vietnamensis* : *T. vietnamensis*, *T. panhai*.

- Sous-genre *Liangshantriton* FEI, YE & JIANG, 2012.
T. taliangensis, *T. pseudoverrucosus*

Description des espèces et formes recensées en Thaïlande :

- *Tylototriton* (*Tylototriton*) *uyenoi* :
Anciennement confondu avec *T. verrucosus*, *Tylototriton uyenoi* se caractérise par une grande taille, ce qui en fait la plus grande salamandre de Thaïlande. L'espèce peut atteindre jusqu'à 17,5 cm pour les femelles et 16 cm pour les mâles. La couleur de fond est brun foncé, mais l'animal arbore une coloration vive sur la partie dorsale ; la tête, la ligne vertébrale, les nœuds costaux, les membres, la région cloacale et la queue sont orange à rougeâtre.

T. uyenoi spécimen sauvage, Doi Angkhang, nord de la Thaïlande. Photo : Ayuwat JEARWATTANAKANOK.





L’auteur en compagnie d’un gardien du centre de conservation pour *T. uyenoi*, Doi Suthep.

Les arêtes céphaliques, les glandes parotoïdes et l’arrête vertébrale sont nettement moins prononcées que chez *Yaotriton* (RAFFAËLLI, 2013). La tête est plus large et la queue plus longue et plus haute. Cette espèce est très proche de *T. shanjing*, dont elle diffère par une teinte plus sombre et une taille plus grande.

- *Tylototriton* (*Yaotriton*) *panhai* :
Cette espèce est de taille modérée. Elle atteint une longueur de 15 à 16,5 cm maximum. La teinte dorsale peut être plus ou moins vive, jaune à orangé et l'ensemble du corps est brun foncé avec des nœuds costaux et des carènes céphaliques très développées surtout pour les femelles de la province de Loei. Par ailleurs, les carènes céphaliques apparaissent très développées et les carènes caudales jaunes sont saillantes (comme celles de l'holotype décrit de Phu Ruea), orangé à brunes rougeâtre pour les populations au sud de l’aire de répartition (Phitsanulok). Les études morphologiques (arêtes céphaliques entourant la tête) et les études moléculaires confirment sa place au sein du sous-genre *Yaotriton* (DUBOIS & RAFFAËLLI, 2009 ; NISHIKAWA *et al*., 2013b). Par ailleurs, le dimorphisme sexuel des animaux est peu marqué. Chez le mâle, la

Larve de *T. uyenoi* en aquarium. Remarquez la présence de branchies externes chez la forme larvaire.



queue est plus longue et le corps moins massif que chez la femelle. Son cloaque se caractérise par une fente ovale légèrement gonflée tandis que celui de la femelle présente un orifice arrondi et peu saillant.
Les populations de *Tylototriton panhai* sont rares, disjointes et considérées comme relictes d'une plus grande aire ancestrale. La morphologie des animaux diffère d'un massif à un autre. L'aire de répartition actuelle de l'espèce est très réduite. D'après les diverses études menées sur le terrain ces dix dernières années (POMCHOTE *et al.*, 2008 ; NISHIKAWA *et al.*, 2013b) ainsi que d'après nos propres observations, il apparaît que la forme du sud de l'aire de répartition (Phitsanulok et Phetchabun) diverge morphologiquement de celle du nord (Loei). Par ailleurs, la forme de Phu Suan Sai National Park et de Na Haeo révèle aussi des particularités intéressantes notamment au niveau de la réduction des nodules sur les flancs, qui tendent à être jaunâtre avec l'âge. Par ailleurs, nous avons découvert une nouvelle population sur le massif laotien de la province de Sayaboury, dans le district de Botene à 1257 mètres d'altitude qui pourrait appartenir à la forme de Phu Suan Sai (*T. panhai* « Type II »). Une étude non publiée à ce jour a permis notamment d'établir une phylogénie de *T. panhai* de type I et II. Cette étude confirme une distance génétique qui n'est pas suffisante pour séparer ces deux groupes au rang spécifique mais qui correspond bien à deux clades divergents. Il est encore trop tôt pour se prononcer sur une séparation au rang sub-spécifique ou sur la validité de deux populations différentes d'une même espèce (HERNANDEZ A., POYARKOV N., PAUWELS O. S. G., 2015 données non publiées).
Par conséquent, nous avons classé les trois formes distinctes de *T. panhai*, dans l'attente de nouveaux travaux moléculaires permettant d'affiner la systématique complexe du groupe, en trois types morphologiquement différenciés présentés ci-dessous :

***T. panhai* « Type I » :** Forme de Phu Luang Wildlife Sanctuary et de Phu Ruea (Loei). Elle correspond à l'holotype femelle récoltée le 25 mai 1998 à Phu Ruea par T. CHANARD. Cette forme possède des nodules protubérants orange/jaunes sur les flancs et un corps massif noir ainsi qu'une tête plus développée. Les carènes céphaliques sont importantes surtout pour les femelles. Les animaux atteignent une taille modérée de 15 cm pour les mâles et 16,5 cm pour les femelles.

***T. panhai* « Type II » :** Forme Phu Suan Sai / Na Haeo (Comté de Dan Sai) et des massifs adjacents du Laos. Cette nouvelle localité, située dans le district de Botene à Sayabouri au Laos, a été découverte le 3 août 2014 lors de nos prospections. Les individus de cette localité arborent une coloration plus claire à la saison des pluies. La localité exacte n'est pas révélée ici pour des raisons conservatoires. Ces animaux sont caractérisés par une grande taille : plus de 16,5 cm pour les mâles. Les adultes possèdent de plus petits nodules orange/jaune sur les flancs et un corps rose-crème contrairement au « Type I » dont le corps et les membres sont entièrement noirs. Les mœurs sont très aquatiques, la queue est bien développée. Cette forme peut être rattachée aux populations de *T. panhai* « Type I » du nord-est de Loei. En effet, malgré une coloration nettement plus vive, la morphologie est relativement similaire. Nous avons pu constater que la coloration de cette population peut varier selon la saison. Durant la phase aquatique propice à la reproduction, l'espèce arbore un corps crème et des petits nodules orangés qui tendent à être parfois jaune vif tandis qu'après septembre, durant la phase terrestre, les spécimens sont plus sombres, marron foncé à noirâtre. Les larves naissent avec une teinte générale jaune claire et elles s'assombrissent avec une ligne vertébrale orange qui apparaît au bout de deux à trois mois après l'éclosion.

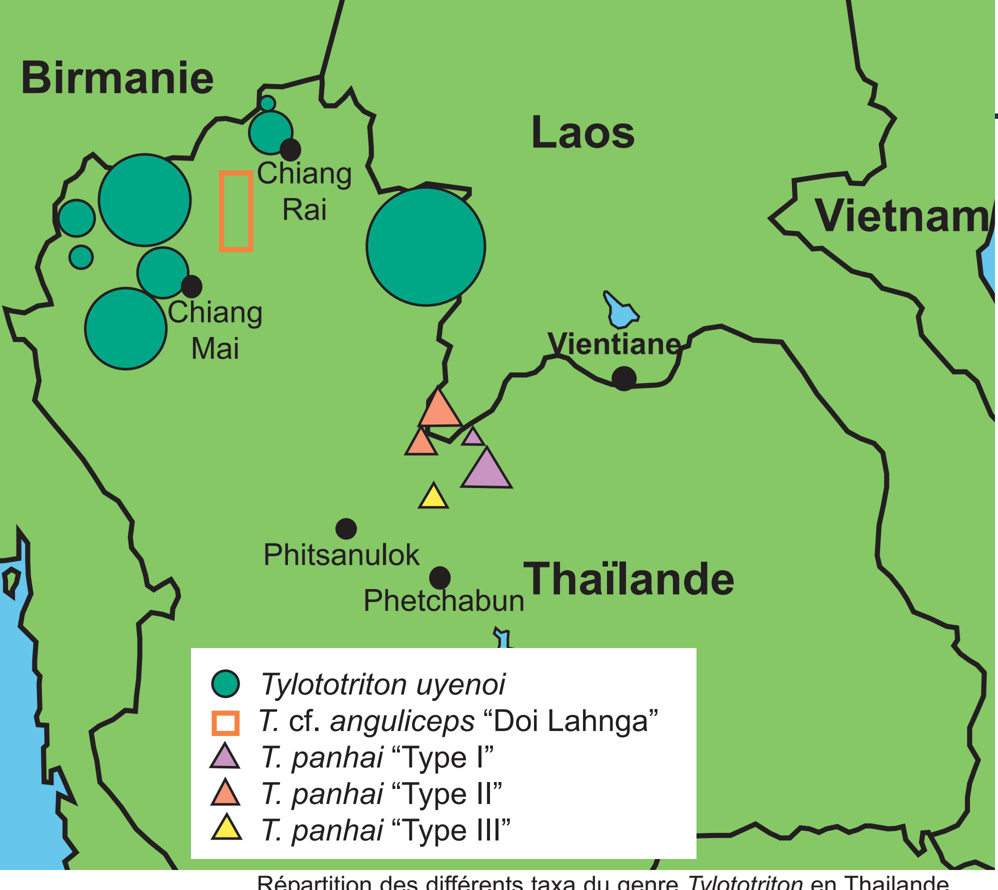
***T. panhai* « Type III » :** Les populations sont uniquement distribuées à Phu Hin Rong Kla (Phitsanulok) et dans les massifs adjacents de la province de Phetchabun à plus de 1200 mètres d'altitude. Son aire de distribution est la plus réduite des trois formes observées et les populations souffrent de l'essor du tourisme du parc national de Phu Hin Rong Kla et de la pollution des biotopes environnants. Nous avons constaté le 25 août 2014 des rejets de carburant dispersés dans une des seules mares abritant l'espèce. Cette forme présente de grandes différences morphologiques et sa distribution est la plus méridionale de l'aire de répartition connue de l'espèce. Elle se

T. panhai « Type I ». Femelle adulte *in situ*, Phu Luang. Photo : Porrawee POMCHOTE.



T. panhai « Type II ». Mâle observé près d'un point d'eau marécageux, Laos.





Répartition des différents taxa du genre *Tylototriton* en Thailande.

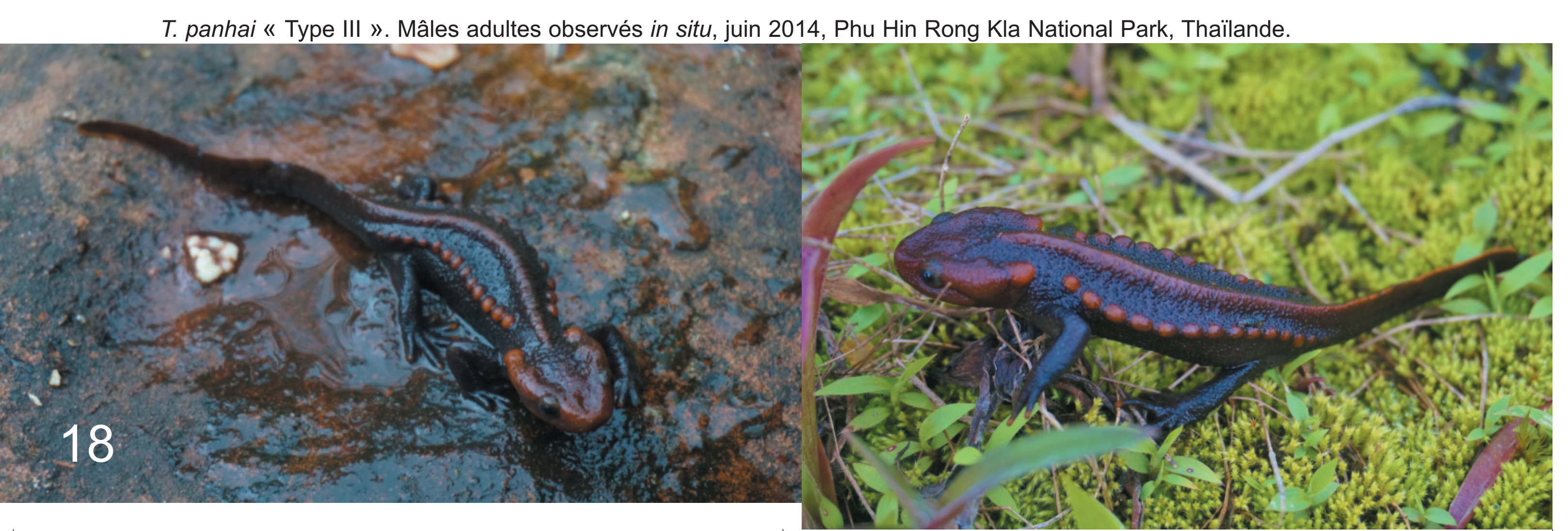
caractérise notamment par une teinte générale beaucoup plus sombre. La coloration de fond est marron rougeâtre foncé dans la partie dorsale, avec de nombreux nodules dorsaux qui sont plus colorés en période de reproduction, pouvant être rouge à orangé. Ils sont cependant peu saillants, rappelant partiellement ceux de *Tylototriton notialis*. Par ailleurs, cette forme est la plus petite des trois présentées ici : 14 cm maximum pour les mâles (généralement 13 cm) et 14,5 cm pour les femelles.

- *Tylototriton* cf. *anguliceps* "Doi Lahnga" :
Cette espèce appartient au sous-genre *Tylototriton*.
Quelques spécimens sont connus du massif de Doi Lahnga et Wiang Pha (Cette dernière nouvelle localité pour l'espèce fut découverte par l'auteur en juin 2014). Ils ont été recensés entre 1300 et 1800 mètres d'altitude dans la province de Chiang Rai. Cette forme est actuellement rattachée au taxon *Tylototriton anguliceps* (LE *et al*., 2015) du nord du Vietnam (Provinces de Dien Bien et Son La). D'autre part, la forme thaïlandaise possède des caractères morphologiques divergents de *T. anguliceps* topotypique. Le type du Doi Lahnga arbore une taille plus petite et sa morphologie rappelle *T. shanjing*. Cette espèce appartient au groupe constitué de *T. shanjing*/*verrucosus* et de *T. uyenoi* (LE *et al*., 2015). Elle se distingue par une coloration vive, de jaune à orange sur les arêtes de la tête, les nœuds costaux, la ligne vertébrale, les membres, la queue et les parties ventrales ; les carènes céphaliques sont bien développées tandis que la forme topotypique vietnamienne présente une coloration nettement plus sombre. Le nombre de nodules dorsaux est moindre au sein de la population thaïlandaise. Le fond de la coloration dorsale est noir à brun foncé. Cette forme présente une taille modérée de 14,5 cm tandis que les spécimens du Vietnam atteignent 15,8 cm en moyenne.

Répartition

Tylototriton panhai présente actuellement l'aire de distribution la plus méridionale du genre *Tylototriton*. L'espèce est présente dans trois provinces du nord-est de la Thaïlande (Phitsanulok, Loei et Phetchabun) et dans un massif du Laos adjacent dans la province de Sayaboury, district de Botene. Par ailleurs, elle est rencontrée dans quatre grandes réserves naturelles protégées : Phu Hin Rong Kla National Park, province de Phitsanulok et de Phetchabun (Type III), Phu Luang Wildlife Sanctuary, Phu Ruea National Park, province de Loei (Type I) et Phu Suan Sai National Park/Na Haeo National Park, province de Loei. Cependant, nos recherches ont permis de recenser grâce à la littérature thaïlandaise et aux spécimens étudiés au Muséum d'Histoire Naturelle de Chulalongkorn divers exemplaires de *T. panhai* provenant de nouvelles localités comme Puttin Long Cha (province de Loei), Phu Kradung, Thung Salaeng Luang National Park ou encore Nam

T. panhai « Type III ». Mâles adultes observés *in situ*, juin 2014, Phu Hin Rong Kla National Park, Thaïlande.



Nao National Park (Phetchabun). Nos enquêtes auprès des populations locales nous ont confirmé la présence de ces animaux et des recherches ultérieures permettront sans doute de confirmer ces anciennes localités. Trois populations de *T. panhai* n'ont pas été retrouvées lors de nos prospections notamment à Phu Kradung et à Thung Salaeng Luang National Park. Cependant, nous avons la confirmation qu'elles ont réellement existé grâce à des documents photographiques réalisés par des naturalistes amateurs et par les témoignages recueillis localement ces dernières années. Nous avons donc essayé de recenser ici les parcs nationaux, les sanctuaires et les montagnes où l'espèce est présente de façon certaine et nous signalons les zones référencées dans le passé.

Présent dans le nord-ouest de la Thaïlande, *T. uyenoi* est recensé dans les localités suivantes : Doi Suthep, Doi Pui, Doi Inthanon (Royal Garden Siribhume), Doi Pha Hom Pok, Doi Khun Chiang Khian, Doi Ang Khang (province de Chiang Mai), Doi Chiang Dao Wildlife Sanctuary, Doi Phukha, Namtok Mae Surin et Mae Surin.

En outre, *T. uyenoi* reste plus abondant que *T. panhai* sur l'ensemble du territoire et un programme de sauvegarde a été mis en place il y dix ans au sein du Parc National de Doi Suthep à Phu Ping Ratchaniwet Palace et au Doi Inthanon dans le jardin royal Siribhume (POMCHOTE, comm. pers., 2014).

Mœurs

Les salamandres de Thaïlande sont essentiellement nocturnes. Ces Urodèles sont très sédentaires et restent difficiles à observer en dehors de la période de reproduction. Ces animaux sont généralement terrestres comme *T. panhai* bien que certaines populations de basse altitude présentent des mœurs bien plus aquatiques tout au long de l'année. De façon générale, les mâles semblent plus aquatiques que les femelles et ils restent plusieurs mois à l'eau en dehors de la période de reproduction. Les femelles présentent des mœurs aquatiques uniquement en période de reproduction et elles sont plus rarement observées. On dénombre en moyenne environ 1 femelle pour 10 mâles à Phitsanulok. Nous remarquons qu'un petit son sourd est émis lorsque l'animal est dérangé ou capturé. Ce même son est signalé lors du transport d'un spécimen vers Bangkok le 20 juillet 1984 (WONGRATANA, 1984).

Habitat et écologie

T. panhai, *T. uyenoi* et *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga » fréquentent les forêts subtropicales humides de Dipterocarpaceae et les plaines herbacées karstiques (pour *T. panhai* uniquement) de moyenne montagne. Les trois types de *T. panhai* se localisent entre 1150 et 1515 mètres d'altitude, *T. uyenoi* entre 1130 et 1600 m. et *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga » entre 1300 et 1800 mètres d'altitude.

Ces espèces cryptiques sont donc très localisées sur les sommets des massifs thaïlandais et selon la saison, deux niches écologiques distinctes peuvent être observées :

- A la saison des pluies, début mai et dans les petites mares temporaires de 20 à 40 cm d'eau en moyenne ou dans les ruisseaux lents entourés d'herbes et de graminées du type *Musa siamensis* et *Phyllostachys viridiglaucescens*, dans les montagnes du nord entre 1000 et 1600 mètres d'altitude.

De façon générale, les forêts subtropicales humides à Dipterocarpaceae constituent l'habitat principal observé pour *T. panhai* dans la province de Loei. Les habitats favorables dans les massifs de Phu Hin Rong Kla se composent notamment de nombreux genres de *Musa* mais aussi un grand nombre de *Dipterocarpus alatus*, *Hopea ferrea*, *Hopea oborata*, *Anisoptera cochinchinensis*, *Dalbergia oliveri* et *Chukrasia venlatina*.

La température au sol est de l'ordre de 25 °C le jour durant la mousson et de 15 °C en moyenne de novembre à janvier. De mai à octobre, la mousson provoque de fortes précipitations de 150 à 200 mm/mois en moyenne à Phu Hin Rong Kla. Nous avons remarqué que l'espèce est plus fréquente au-dessus de 1200 mètres d'altitude. Plusieurs mâles ont été observés le matin dans de petites mares d'eau stagnante, sur fond de limon et de feuilles en décomposition mais aussi dans des petits ruisseaux où l'eau est

T. panhai « Type III ». Plusieurs mâles en phase aquatique attendent les femelles pour l'accouplement, Phu Hin Rong Kla National Park, Thaïlande.





Habitat de *T. panhai* « Type III ». Phu Hin Rong Kla, Province de Loei.

légèrement courante dans la province de Phitsanulok, à 1250 mètres d'altitude et dans la province de Phetchabun à 1500 m, ce qui constitue une nouvelle localité pour l'espèce à Thap Boek (obs. pers. du 5/07/2014, du 18/07/2014 et du 25/07/2014). La température de l'air est variable dans ces régions : de 27 °C le jour à 19 °C la nuit en juillet et en août. La température de l'eau enregistrée en juillet est généralement de l'ordre de 22 °C durant la saison de reproduction.

Les algues du genre *Spyrogyra* et parfois *Chara* présentes dans les ruisseaux au nord-ouest permettent aux animaux de déposer les œufs et de se cacher. Cependant, les populations de *T. panhai* de Phu Suan Sai pondent les œufs plus tardivement (deux pontes enregistrée le 3 août 2014) et les œufs sont parfois déposés à plus de 30 cm hors de l'eau dans les racines d'arbre plongeantes. Ils sont ainsi protégés d'éventuels prédateurs tels que les crabes d'eau douce et les tortues aquatiques (*Malayemys macrocephala* et *Platysternon megacephalum peguense*). Ainsi, lors des fortes pluies, les larves naissent et glissent le long des racines puis sont drainées dans les mares.

Une forte biodiversité cohabite avec *Tylototriton* dans les points d'eaux : des mollusques, des larves de divers insectes (libellules, éphémères) et des crabes qui constituent parfois la nourriture de ces Urodèles à l'état adulte. Plusieurs prédateurs ont été recensés à Loei et à Phitsanulok : *Ophiocephalus gachua* (poisson carnivore des cours d'eaux de Thaïlande et de Birmanie), des tortues dulçaquicoles (*Malayemys macrocephala*, *Platysternon megacephalum peguense*, *Cyclemys dentata*) et divers serpents comme *Bungarus fasciatus*. Les têtards de l'espèce *Rana pileata* font partie du régime alimentaire des adultes à Phitsanulok et Phetchabun durant la reproduction.

- A la saison sèche, ces Urodèles fréquentent les biotopes de forêt tropicale humide composés majoritairement de *Gigantochloa cochinensis*, de bananiers et de *Ficus geniculata*/*Ficus retusa* dont les feuilles constituent des refuges à terre et une source d'humidité importante lorsqu'elles se décomposent. Ces biotopes fréquentés par *Tylototriton* sont également les forêts humides de *Garcinia speciosa*, *Acronychia pedunculata*, *Styrax benzoides*, *Anacolosa ilicoides*, *Chionanthus sutepense*, où les animaux se camouflent au sol, dans les zones sablonneuses recouvertes de feuilles mortes et de mousses du type *Sphagnum recuryum*. On trouve ces salamandres également dans les bambouseraies de *Gigantochloa cochinensis* à Nam Nao National Park en particulier.

Nous constatons que les Urodèles thaïlandais ne s'éloignent jamais des mares temporaires et des petits ruisseaux permanents qui constituent une source d'humidité constante. Leur habitat principal est la forêt tropicale humide comme les forêts de Dipterocarpaceae dont les sols sont sablo-limoneux et constitués de smectite et de kaolinite (comme à Phu Ruea ou à Phitsanulok). Néanmoins, certaines populations ont été observées dans des habitats très différents. En effet, *Tylototriton* se rencontre également dans des milieux karstiques dans les prairies ouvertes à Lan Him Pom (Phitsanulok) et à Phu Ruea, biotopes qui abritent l'une des plus importantes populations de *T. panhai*. Ce milieu est constitué de petits canyons entourés de mousses et de résurgences d'eau formant ainsi de petits ruisseaux courants dans des crevasses profondes et des grottes à haute altitude (1200 mètres minimum). Ce même type d'habitat a été observé dans le nord de Phu Ruea où l'holotype de *T. panhai* a été découvert en 1998. Une bonne partie de l'année, la tempéra-


Habitat de *T. panhai* « Type II ». Laos, juin 2014.


Habitat de *T. uyenoi*. Doi Suthep, juillet 2014.


Mare favorable à la reproduction de *T. panhai* « Type II ».

ture est de 20 à 25 °C, et une période plus froide fait suite durant 3 à 4 mois, durant laquelle les températures sont comprises entre 14 °C et 18 °C de novembre à janvier. Ce climat est globalement le même pour les principaux parcs présentés dans notre étude (Phu Hin Rong Kla, Doi Pui, Doi Suthep et Phu Ruea avec une altitude équivalente à 1000 mètres). Seules les populations de la frontière laotienne (*T. panhai* « type II ») vivent à des températures plus élevées toute l'année (27 °C le jour et 24 °C la nuit).

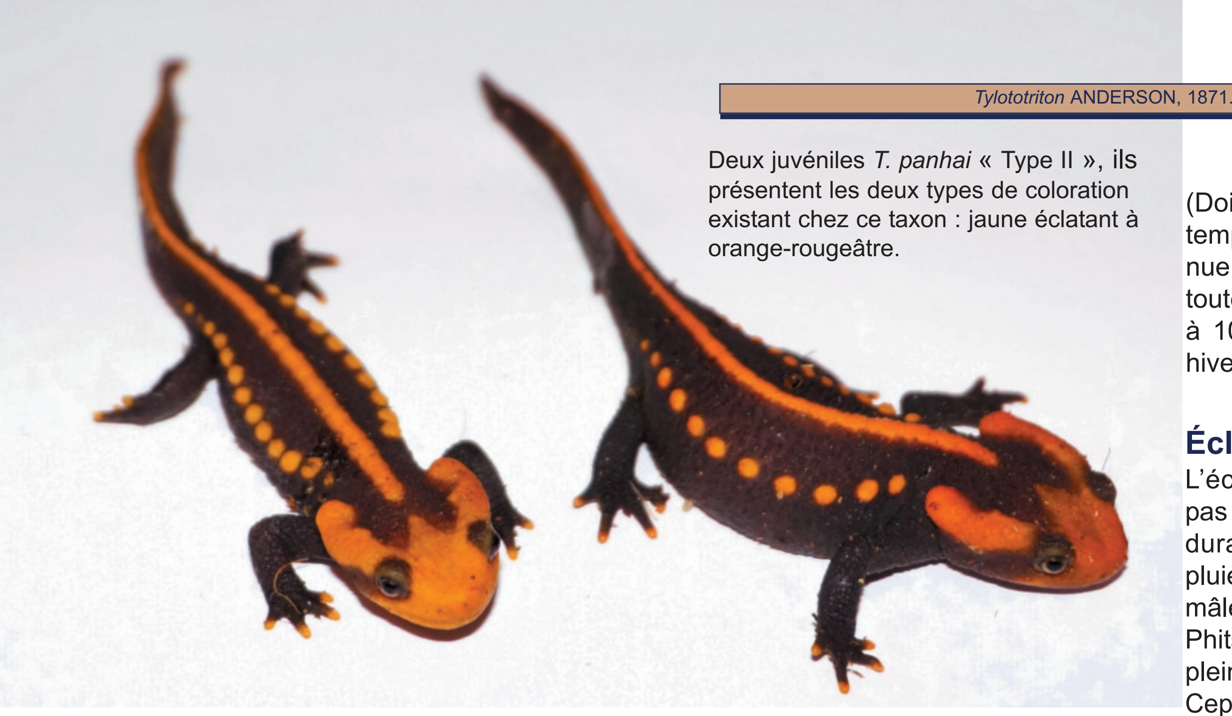
Habitat de *T. panhai* « Type III », province de Phitsanulok.



Habitat de *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga ».

Élevage

A l'heure actuelle, l'élevage en captivité de ces espèces est peu pratiqué. Néanmoins, quelques reproductions de *Tylototriton uyenoi* ont été obtenues en captivité à Phu Ping Ratchaniwet Palace (Province de Chiang Mai) en 2004. Un programme de reproduction a été instauré dans ce centre il y a plus de dix ans mais le projet manque actuellement de financements. L'élevage de ces animaux est similaire à celui de *T. verrucosus* et de *T. shanjing* (POMCHOTE, comm. pers., 2014) avec quelques différences détaillées ci-dessous. Par ailleurs, deux reproductions de *T. panhai* de la forme de Phitsanulok « Type III » ont été obtenues en 2006 par P. POMCHOTE à l'Université de Chulalongkorn, mais il n'y a pas eu de suivi des œufs et des larves (KHONSUE, comm. pers., 2014).



Deux juvéniles *T. panhai* « Type II », ils présentent les deux types de coloration existant chez ce taxon : jaune éclatant à orange-rougeâtre.

Terrarium

Ces espèces nécessitent un grand aquaterrarium de 120 X 45 cm pour un couple ou quatre spécimens dont la partie aquatique est inondée en mai. Cette transition correspond à l'arrivée des pluies et à la période durant laquelle les adultes commencent à se rendre à l'eau pour se reproduire. Il semble que *T. uyenoi* soit plus aquatique que *T. panhai*. Dans ce cas, une partie aquatique importante est conservée toute l'année. Pour *T. panhai*, la partie terrestre est constituée d'humus ou de tourbe sur laquelle des couches de feuilles et des écorces sont superposées. Des bambous d'ornements résistant à une forte hygrométrie peuvent être plantés sur la partie terrestre. Le substrat de la partie aquatique est constitué d'un fond sablo-limoneux et de pierres. La hauteur d'eau est d'au moins 10 à 12 cm de profondeur et 40 cm x 50 cm de surface pour que les amplexus soient possibles.
Les plantes du genre *Tradescantia* notamment sont très prolifiques et permettent de végétaliser rapidement un terrarium saturé en humidité. Poussant même dans la partie aquatique, elles sont très utiles pour oxygéner le milieu.

Température

T. panhai supporte 20 °C à 24 °C une grande partie de l'année dans son habitat naturel, en particulier les formes du sud de l'aire de répartition comme *T. panhai* de Phu Hin Rong Kla (POMCHOTE *et al.*, 2008). Les chutes de températures ont lieu surtout la nuit dans les forêts tropicales mais n'excèdent jamais 10 °C. La température est donc maintenue entre 18 et 22 °C toute l'année et abaissée pendant 3 mois en hiver (de novembre à janvier) entre 12 °C et 14 °C pour favoriser la reproduction.
T. uyenoi : cette espèce se rencontre dans les zones plus fraîches au nord de la Thaïlande (Doi Pui, Doi Suthep). La température est maintenue entre 18 °C et 20 °C toute l'année et abaissée à 10 °C au minimum en hiver.

Éclairage

L'éclairage ne semble pas déranger *T. panhai* durant la saison des pluies puisque plusieurs mâles ont été observés à Phitsanulok dans l'eau en pleine journée.
Cependant, la lumière du jour suffit dans l'aquaterrarium car ce sont des animaux principalement nocturnes. Il semble qu'à Doi Inthanon où un programme de sauvegarde a été mis en place, l'élevage *in situ* de *T. uyenoi* se fasse à l'ombre avec la lumière naturelle du jour. Les animaux sont gardés à terre toute l'année.

Hygrométrie

On veille à maintenir une forte hygrométrie tout au long de l'année. Une bonne technique consiste à laisser un fond d'eau dans la partie aquatique qui permet de conserver une hygrométrie importante de l'ordre de 70 à 80 %. Les biotopes accueillant le genre *Tylototriton* en Thaïlande subissent de fortes précipitations sur l'ensemble de l'année, soit plus de 150 à 200 mm de pluie de mai à octobre à Phitsanulok (POMCHOTE *et al.*, 2008). Cependant, la partie terrestre doit inclure une partie sèche car nous remarquons que l'humidité et le froid sur de longues périodes hivernales peuvent entrainer la mort des animaux.

Alimentation

Les vers de terre, les grillons et les criquets sont fréquents dans les milieux terrestres prospectés (Phetchabun et Phitsanulok) et ils constituent des proies adéquates toute l'année. La nourriture peut être saupoudrée une à deux fois par mois de supplé-

T. panhai « Type II ». Comportement de rivalité en période d'accouplement entre deux mâles, observé *in situ* au Laos.





Oeuf de *T. panhai* « Type II », accroché à une racine.



Larve de *T. panhai* de « Type II » *ex situ*.

ments multivitaminés en poudre. Cela stimule la croissance, la reproduction et d'autres fonctions vitales. Pour les criquets et grillons, il faut veiller à laisser un morceau de pomme, d'orange ou de concombre sur la partie terrestre pour éviter qu'ils infligent des plaies difficiles à soigner aux Urodèles. Des nécroses dues aux morsures de criquets ont déjà été observées (MAILLET, comm. pers., 2013). Les spécimens récoltés en 2008 par W. KHONSUE et P. POMCHOTE ont été nourris avec des vers de farines et des criquets durant plusieurs semaines avec succès (KHONSUE, comm. pers., 2014). La nourriture principale des larves dans le milieu naturel est *Moina macrocopa*, une espèce de daphnie asiatique et des têtards de *Rana pileata*. Le phénomène de cannibalisme est observé pour les larves de 15 à 25 mm dans le milieu naturel et en élevage. Au-delà de cette taille, l'agressivité intra-spécifique de ces animaux diminue. Une solution efficace consiste à séparer les jeunes salamandres à la sortie de l'œuf et à les élever chacune dans un bac séparé avec un petit bulleur pour bien oxygéner l'eau et de la mousse de Java. (obs. pers.).

Reproduction

La saison des pluies est le facteur essentiel pour déclencher la reproduction dans le milieu naturel. Ces animaux sont réactifs aux premières pluies de mai et les mâles sont les premiers à venir attendre les femelles dans les petites mares et les ruisseaux. La reproduction s'étale de mai à juillet et si on veut l'obtenir en captivité, il faut remplir progressivement la partie aquatique sur plusieurs jours en humidifiant la partie terrestre et en augmentant la température comme pour la plupart des espèces appartenant au sous-genre *Yaotriton* (DUBOIS & RAFFAËLLI, 2009). On augmente l'hygrométrie et on pulvérise d'eau plusieurs fois par jour la partie terrestre dès le printemps. Un système similaire aux chambres de pluies avec des buses pulvérisantes utilisées traditionnellement pour obtenir la reproduction de *Dendrobates* et *Bolitoglossa* permet de simuler parfaitement la mousson pour déclencher les comportements reproducteurs de *T. panhai* et de *T. uyenoi*. On perce le terrarium sur un coté pour récupérer le trop plein d'eau à mi-hauteur par exemple et on veille à bien aérer celui-ci avec des petits ventilateurs souvent inclus dans les nouveaux systèmes proposés pour l'élevage de *Dendrobates*, afin d'éviter le développement des moisissures.

T. panhai se reproduit plus tôt que *T. uyenoi* du fait des différences climatiques entre les aires de répartition de ces deux espèces (climat subtropical et souvent plus chaud à Loei et à Phitsanulok). Une ponte a été observée la première semaine d'août pour la forme de Phu Suan Sai (*T. panhai* « Type II »). Les femelles déposent 15 à 20 œufs soit près de l'eau (Phu Suan Sai), soit dans l'eau (Phitsanulok), accrochés à des brindilles où à des plantes et même à des racines d'arbre, parfois à plus de 20 cm au-dessus du niveau de l'eau (obs. pers.). La maturité sexuelle de ces Urodèles est atteinte à l'âge de 4 ans environ (KHONSUE *et al.*, 2010). Les œufs de *T. uyenoi* sont déposés plus tardivement, d'août à septembre sur la partie terrestre près de l'eau comme pour *T. panhai*. Toutefois, d'une année sur l'autre, la période de reproduction peut être décalée selon le climat, l'hygrométrie ambiante et les précipitations.



T. panhai « Type II ». Mâle adulte en phase terrestre.





T. panhai « Type II ». Jeune mâle né en captivité.

Conclusion

La Thaïlande abrite trois espèces du genre *Tylototriton* : *T. uyenoi*, *T. panhai* et *T.* cf. *anguliceps* « Doi Lahnga ». *T panhai* regroupe trois clades phylogénétiquement distincts, ce qui doit être pris en compte dans le cadre de la conservation de l'espèce. Ces salamandres sont localisées à proximité immédiate des points d'eau en bordure des forêts subtropicales humides à Dipterocarpaceae et des plaines herbacées karstiques de moyenne montagne. Leur reproduction commence au début de la mousson, dès les premières fortes pluies du mois de mai jusqu'au mois d'août. Celles-ci inondent la canopée et créent de larges mares temporaires (plus de 220 mm de précipitations enregistrés pour les trois populations observées de *T. panhai* durant mai, juin, juillet et août 2014). Les animaux se déplacent alors en masse pour les parades nuptiales. Les femelles restent peu de temps en phase aquatique et sont généralement plus rares. Elles déposent ensuite leurs œufs sur les racines des arbres et dans les herbes à proximité immédiate de l'eau où les larves migrent lors des fortes pluies.

Les Urodèles de Thaïlande sont très menacés à l'heure actuelle. La destruction et la pollution des zones humides qui constituent leur habitat sont des questions majeures dans ce pays et plus largement dans l'ensemble de l'Asie. Leur déclin grandissant s'explique par la déforestation intensive (montagnes de Loei pour *T. panhai*), les cultures et l'usage de pesticides (Provinces de Chiang Mai et Chiang Rai pour *T. uyenoi*), l'extraction minière (*T. yangi* et *T. kweichowensis* en Chine), les projets hydroélectriques (Monts Daliang pour *T. taliangensis* et *T. pseudoverrucosus*), l'essor du tourisme de masse (*T. asperrimus* au Mont Dayao), la médecine traditionnelle (*T. shanjing*) ou encore la terrariophilie et les études scientifiques (*T. shanorum*, *T. yangi*, *T. lizhenchangi* et *T. pulcherrimus*). Ce constat alarmant et irrévocable nous fait prendre conscience que de nouvelles mesures de protection et de réels projets de conservation concernant ces nouvelles espèces doivent être mis en place rapidement. Pour atteindre de tels objectifs, une connaissance parfaite de la systématique et de la biogéographie de ce groupe zoologique est primordiale pour pouvoir mener des actions efficaces et en adéquation avec les réalités du terrain.

Remerciements

Je souhaite adresser mes plus sincères remerciements aux personnes et aux institutions suivantes : Olivier S. G. PAUWELS, Jean RAFFAËLLI, David OUDJANI, Georges DECOME, Emmanuel JELSCH, Arnaud JAMIN, Jean-Claude CONCARO, François MAILLET, Daniel ESCORIZA, Jihène BEN-HASSINE, Gustavo ESPALLARGAS, Dr. Nikolaï POYARKOV, Mian HOU, Pr. Liang FEI, Changyuan YE, Jiajun ZHOU, Dr. ZHANG, Bryan WU, l'équipe du Département de Biologie à l'Université de Chulalongkorn (Professeur S. PANHA, P. POMCHOTE et Dr. W. KHONSUE) et le Département des Sciences Naturelles à Satri Nakhon Sawan School pour m'avoir aidé dans mes longues recherches.
Je souhaite dédier cet article à Jérôme MARAN, un ami qui m'a largement soutenu et aidé lors de mes démarches herpétologiques.

Axel HERNANDEZ
Université Pasquale PAOLI
Faculté des Sciences et Techniques
20250, Corte, Haute-Corse
France
hernandez.axel.1989@gmail.com

Bibliographie

ANDERSON J. 1871. Description of a new genus of newts from western Yunan [sic]. Proceedings of the Zoological Society of London, 423–425.

BÖHME W., SCHÖTTLER T., NGUYEN Q.T. & KÖHLER J. 2005. A new species of salamander, genus *Tylototriton* (Urodela : Salamandridae), from northern Vietnam. Salamandra, 41, 215–220.

CHANDA S.K., DAS I. & DUBOIS A. 2000. Catalogue of amphibian types in the collection of the Zoological Survey of India. Hamadryad, 25, 100–128.

CHEN X.-H., WANG X.-W. & TAO J. 2010. A new subspecies of genus *Tylototriton* from China (Caudata, Salamandridae). Acta Zootaxonomica Sinica, 35, 666–670.

DUBOIS A. & RAFFAËLLI J. 2009. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae GOLDFUSS, 1820 (Amphibia, Urodela). Alytes, 26, 1–85.

FANG P.W. & CHANG M.L.Y. 1932. Notes on *Tylototriton kweichowensis* sp. nov. and *asperrimus* Unterstein. Sinensia, 2, 111–122.

FEI L., YE C.-Y. & YANG R.-S. 1984. A new species and subspecies of the genus *Tylototriton* (Caudata : Salamandridae). Acta Zoologica Sinica, 30, 85–91.

FEI L. 1999. Atlas of Amphibians of China. Hunan Science and Technology Publishing House. Zhengzhao China.

FEI L., YE C., HUAN Y., JIANG J. & XIE F. 2005. An Illustrated Key to Chinese Amphibians. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, 340 p.

FEI L., HU, S., YE C. & HUANG Y. 2006. Fauna Sinica, Amphibia, Vol. 1. Science Press, Beijing.

FEI L., YE C. & JIANG J. 2012. Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distribution. Sichuan Publishing House of Science and Technology, 619 p.

FELSENSTEIN J. 1985. Confidence limits on phylogenies : an approach using the bootstrap. Evolution, 39, 783-791.

HOU M., LI P.-P. & LU S.-Q. 2012. Morphological research development of genus *Tylototriton* and primary confirmation of the status of four cryptic populations. Journal of Huangshan University, 14, 61–65.

KHATIWADA J.R., WANG B., GHIMIRE S., VASUDEVAN K., PAUDEL S. & JIANG J. 2015. A new species of the genus *Tylototriton* (Amphibia : Urodela : Salamandridae) from Eastern Himalaya. Asian Herpetological Research. 6, 245-256.

KHONSUE W., CHAIANANPORN T. & POMCHOTE P. 2010. Skeletochronological assessment of age in the Himalayan Crocodile Newt, *Tylototriton verrucosus* (Anderson, 1871) from Thailand. Tropical Natural History, 10 (2) 181-188.

LE D. T., NGUYEN T. T., NISHIKAWA K., NGUYEN S. L. H., VAN PHAM A., MATSUI M., BERNARDES M. & NGUYEN T. Q. 2015. A new species of *Tylototriton* ANDERSON, 1871 (Amphibia : Salamandridae) from northern Indochina. Current Herpetology, 34 (1) 38–50.

NISHIKAWA K., MATSUI M. & NGUYEN T.T. 2013a. A new species of *Tylototriton* from northern Vietnam (Amphibia : Urodela : Salamandridae). Current Herpetology, 32, 34–49.

NISHIKAWA K., KHONSUE W., POMCHOTE P. & MATSUI. M. 2013b. Two new species of *Tylototriton* from Thailand (Amphibia : Urodela: Salamandridae). Zootaxa, 3737 (3) 261–279.

NISHIKAWA K., MATSUI M. & RAO. D. 2014. A new species of *Tylototriton* from central Myanmar (Amphibia : Urodela : Salamandridae). Natural History Bulletin of the Siam Society, 60 (1) 9-22.

NUSSBAUM R. A., BRODIE Jr. E. D. & YANG D. 1995. A taxonomic review of *Tylototriton verrucosus* ANDERSON (Amphibia : Caudata: Salamandridae). Herpetologica, 51, 257–268.

PANIGRAHI A. 2000. Behavioral adaptation for thermoregulation in the Himalayan newts *Tylototriton verrucosus* ANDERSON. Environment and ecology. 18 (1) 255-257.

PHIMMACHAK S., AOWPHOL A. & STUART B. 2015. Morphological and molecular variation in *Tylototriton* (Caudata : Salamandridae) in Laos, with description of a new species. Zootaxa, 4006 (2) 285-310.

PHIMMACHAK S., STUART B. & AOWPHOL A. 2015. Ecology and natural history of the knobby newt *Tylototriton podichthys* (Caudata : Salamandridae) in Laos. Raffles Bulletin of Zoology, 63, 389-400

POMCHOTE P., PARIYANONTH P. & KHONSUE W. 2008. Two distinctive color patterns of Himalayan newt (*Tylototriton verrucosus* ; Urodela ; Salamandridae) in Thailand and its implication on geographic segregation. The Natural History Journal of Chulalongkorn University, 8, 35-43.

RAFFAËLLI J. 2013. Les Urodèles du monde. 2ème édition. Penclen Editions, France. 480 p.

SHEN Y., JIANG J. & MO X. 2012. A new species of the genus *Tylototriton* (Amphibia, Salamandridae) from Hunan, China. Asian Herpetological Research, 3, 21–30.

SMITH M.A. 1924. The tadpole of *Tylototriton verrucosus* ANDERSON. Records of the Indian Museum, 26, 309–312.

STUART B.L., PHIMMACHAK S., SIVONGXAY N. & ROBICHAUD W.G. 2010. A new species in the *Tylototriton asperrimus* group (Caudata : Salamandridae) from central Laos. Zootaxa, 2650, 19–32.

TAYLOR E.H. 1962. The Amphibian fauna of Thailand. The University of Kansas Science Bulletin, 43, 265–599.

WONGRATANA T. 1984. Range extension of the Crocodile salamander, *Tylototriton verrucosus*, to Phu Luang, Thailand. Natural History Bulletin of the Siam Society, 32, 107–110.

YU G., ZHANG M., RAO D., YANG J. 2013. Effect of Pleistocene Climatic Oscillations on the Phylogeography and Demography of Red Knobby Newt (*Tylototriton shanjing*) from Southwestern China. PLoS ONE 8 (2): e56066. doi:10.1371/journal.pone.0056066.

YUAN Z-Y., KE J., LÜ S-Q., YANG J-X., NGUYEN Q. T., NGUYEN T. T., JIN J-Q., & CHE J. 2011. A phylogeny of the *Tylototriton asperrimus* group (Caudata: Salamandridae) based on a mitochondrial study : suggestions for a taxonomic revision. Zoological Research, 32 (6) 577.

ZHANG M.-W., RAO D-Q., YU G-H. & YANG J-X. 2007. The validity of Red Knobby Newt (*Tylototriton shanjing*) species status based on mitochondrial cyt b gene. Zoological Research, 28, 430–436.

ZHAO T.-Y., RAO D.-Q., LIU N., LI B. & YUAN S.-Q. 2012. Molecular phylogeny analysis of *Tylototriton verrucosus* group and description of new species. Journal of West China Forestry Science, 41, 85–89.